Not to be cited without the permission of the author(s).[1]

Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee

CAFSAC Research Document 90/ 38

Ne pas citer sans l'autorisation des auteurs.[1]

Comité scientifique consultatif des pêches canadiennes dans l'Atlantique.

CSCPCA Document de recherche 90/ 38

Etude de la discrimination des populations de Capelan (Mallotus villosus) des divisions 4RST de l'OPANO.

par

Jean-Denis Lambert

Dominique Roby

Jean-Marie Sévigny

Direction de la Recherche sur les Pêches
Ministère des pêches et océans
Institut Maurice Lamontagne
850 Route de la Mer
Mont Joli, Québec, G5H 3Z4

[1] This series documents the scientific basis for fisheries management advice in Atlantic Canada. As such, it addresses the issues of the day in the time frames required and the Research Documents it contains are not intended as definitive statements on the subjects addressed but rather as progress reports on ongoing investigations.

Research Documents are produced in the official language in which they are provided to the Secretariat by the author(s).

[1] Cette série documente les bases scientifiques des conseils de gestion des pêches sur la côte atlantique du Canada. Comme telle, elle couvre les problèmes actuels selon les échéanciers voulus et les Documents de recherche qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés finals sur les sujets traités mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Les Documents de recherche sont publiés dans la langue officielle utilisée par les auteurs dans le manuscrit envoyé au secrétariat.

TABLE DES MATIERES:

pages

RESUME..... 3

INTRODUCTION..... 4

METHODES..... 5

Echantillonnage..... 5

Analyses et traitement des données..... 5

Analyses morphométriques conventionnelles..... 5

Analyses morphométriques en réseau (truss)..... 6

Analyses électrophorétiques..... 7

RESULTATS ET DISCUSSION..... 9

Analyses morphométriques conventionnelles..... 9

Analyses morphométriques en réseau (truss)..... 10

Analyses électrophorétiques..... 12

CONCLUSION..... 14

REFERENCES..... 16

TABLEAUX..... 20

FIGURES..... 39

RESUME

Le degré de différenciation des populations de capelan du nord du golfe du Saint-Laurent est évalué par l'utilisation d'analyses morphométriques conventionnelles et en réseau et par analyses électrophorétiques de la composition génétique de huit échantillons de poissons en état de frai prélevés dans les régions 4RST de l'OPANO.

Les résultats de l'analyse morphométrique conventionnelle sont peu concluants. Par contre, les analyses morphométrique en réseau et électrophorétique mettent en évidence une différenciation selon un axe est-ouest des sites échantillonnés. Toutefois, de cet axe émerge le site de La Tabatière, caractérisé par une structure d'âge différente et, selon les pêcheurs, par la présence d'un type différent de capelan ("dos bleu").

Les résultats obtenus suggèrent que les bases actuelles de la délimitation des unités de gestion du capelan, les divisions 4RST de l'OPANO, ne sont pas appropriées. Une gestion des populations répartie selon un axe est-ouest respecterait mieux l'intégrité biologique des populations de capelan du golfe du Saint-Laurent.

SUMMARY

An evaluation of the degree of differentiation of capelin populations in the northern Gulf of St.Lawrence is undertaken using conventional and truss morphometric analyses and electrophoretic analysis of the genetic structure of eight samples of spawning fish taken in NAFO divisions 4RST.

While the results of conventional morphometric analyses are not conclusive, truss and electrophoretic analyses tend to differentiate the sampled sites along an east-west axis. However, La Tabatière differs from this trend. The age structure at this site is peculiar and local fishermen report the occurrence of a different type of capelin ("blue back").

The results suggest that the actual bases for the definition of capelin management units in the northern Gulf of St. Lawrence, in NAFO divisions 4RST, are inadequate and that a distribution of the management units along an east-west axis would be more appropriate for the conservation of the biological integrity of capelin populations of the northern Gulf of St. Lawrence.

INTRODUCTION

Le capelan (*Mallotus villosus*) du golfe du St-Laurent est une espèce commercialement exploitée qui, de plus, constitue un important maillon de la chaine alimentaire (Carscadden, 1983). Son écologie générale a fait l'objet d'études de synthèse (Templeman, 1948; Jangaard, 1974) et ses aires de frai ont été inventoriées (Parent et Brunel, 1976). La distribution ainsi que la survie des premiers stades de vie de cette espèce ont été étudiés dans le golfe du St-Laurent (Lambert, 1983; De Lafontaine, 1979; Jacquaz *et al.*, 1977).

L'importance écologique du capelan nous incite à porter une attention particulière à la gestion de son exploitation commerciale. Une révision de la condition et de la structure des populations est effectuée annuellement. Les prises totales admissibles sont réparties selon les divisions 4RST de l'OPANO. Les contingents de pêche commerciales alloués respectent ces divisions.

A partir d'études morphométriques et méristiques, Misra et Carscadden (1987) et Carscadden et Misra (1980) discriminent les populations de capelan situées près des côtes de Terre-Neuve. Sharp *et al.* (1978) ont orienté leurs recherches sur les populations des divisions 4T et 4S de l'OPANO ainsi que de la côte-est de Terre-Neuve. D'autre part, Lambert et Bernier (1989) au cours d'une étude morphologique conventionnelle restreinte au golfe du St-Laurent, n'observent qu'une très faible séparation des populations de ces trois divisions. Toutefois, ces derniers auteurs mentionnent certaines réserves quant à la technique utilisée et concluent de la nécessité d'entreprendre une étude plus exhaustive en incluant plusieurs points d'échantillonnage, notamment dans la division 4S.

Les buts de la présente étude sont donc de compléter les études de discrimination des populations de capelan du golfe du St-Laurent, d'évaluer la différenciation entre les sous-populations ainsi que la correspondance entre les groupements observés grâce aux différentes techniques d'analyse et les régions actuellement préconisées pour la délimitation des zones de gestion du capelan. Une approche combinée d'analyses morphométriques conventionnelles et en réseau (truss) et d'analyses utilisant des marqueurs biochimiques de la structure génétique des populations sera utilisée pour la réalisation de l'étude.

MATERIEL ET METHODES:

A) Echantillonnage:

Les sites d'échantillonnage (Figure 1) sont sélectionnés selon leur appartenance à chacune des trois divisions (4RST) de l'OPANO (Tableau 1). Deux régions ont été visitées dans la division 4T, deux dans 4R et finalement quatre stations dans 4S. Ces dernières se répartissent selon les sous-régions 4S-ouest et 4S-est dont la frontière se situe au 62° 55'00'' ouest de longitude.

A chacun des sites, cinquante individus mâles et cinquante individus femelles en phase de frai sont sélectionnés en vue d'effectuer les mesures nécessaires aux analyses conventionnelles et en réseau et sur lesquels sont prélevés le foie et le muscle nécessaires aux analyses électrophorétiques.

Les variables morphométriques dites "conventionnelles" ainsi que celles du réseau sont recueillies en marquant le contour des individus sur du papier hydrofuge selon des points de référence prédéterminés (Figure 2). Les mesures morphométriques sont ensuite effectuées à l'aide d'une table digitalisante. Les données ainsi recueillies sont arrondies par programmation au 0.1 mm le plus près.

Les échantillons de muscle et de foie nécessaires aux analyses électrophorétiques sont conservés au froid dans des fioles identifiées puis congelés à -80°C.

B) Analyses et traitement des données.

1) Analyses morphométriques conventionnelles.

Les caractères utilisés dans l'analyse morphométrique conventionnelle sont la longueur de la tête, la longueur du museau, le diamètre de l'oeil et l'épaisseur du corps. Ces caractères ont précédemment été identifiées par Sharp et al. (1978) comme étant discriminatoires. Lambert et Bernier (1989) discutent toutefois de la validité de ces caractères dont la significativité varie selon les sexes et les années.

Dans le but de filtrer l'effet de longueur, ces données sont standardisées selon la méthode de Meng et Stocker (1984) en utilisant une régression linéaire sur la moyenne géométrique (Ricker, 1973). Cette standardisation est effectuée en posant l'hypothèse que les caractères morphométriques sont linéairement proportionnels à la longueur standard. Aucune transformation logarithmique n'est nécessaire étant donné le faible écart existant entre les classes de longueur. Les mâles et les femelles sont traités séparément dans toutes les analyses statistiques. La distance générale de Mahalanobis, unité de mesure quantifiant les relations entre groupes, est calculée et convertie en pourcentage

de chevauchement (Mais, 1972), en utilisant le concept de Royce (1964). Ces pourcentages fournissent une estimation de la proportion d'un groupe possédant les caractéristiques d'un autre groupe. L'analyse multivariée des fonctions discriminantes est utilisée afin d'évaluer le degré de séparation entre les divers groupes échantillonnés.

2) Analyses morphométriques en réseau (truss).

L'approche géométrique proposée par Bookstein (1978) est utilisée pour l'analyse morphométrique en réseau. Cette technique élabore un réseau de points de repère sur les individus, qui en étant interreliés, définissent un complexe de cellules caractérisant les diverses parties du corps de l'animal. Cette approche offre l'avantage de fournir un protocole géométrique à la sélection des caractères-descripteurs, en plus de permettre la reconstruction d'individus-type appartenant à chacune des populations (McGlade et Boulding, 1986). Le réseau de points de repère utilisé pour le capelan est illustré à la Figure 2.

L'interprétation mathématique de ce type de variables nécessite que soit filtré l'effet de la taille du poisson afin de ne conserver que la variance attribuée aux différences de forme, et à partir de laquelle est effectuée l'analyse multivariée. Somers (1986) appuyé par Sundberg (1989) propose certaines modifications à l'analyse en composantes principales. Cette méthode capitalise sur les propriétés factorielles de la matrice de corrélation. Etant donné que les variances et covariances peuvent être standardisées, il devient donc possible d'en extraire un vecteur propre isométrique. La matrice résiduelle peut ainsi être transformée en composantes orthogonales où s'associent les valeurs et vecteurs propres (Holland, 1969). Cette analyse en composantes principales a donc pour but d'extraire une première composante qui, par définition, résume uniquement l'effet de la taille isométrique. Les composantes subséquentes décrivent les variations dues à l'effet de la forme allométrique ainsi que les variations aléatoires rencontrées chez les individus échantillonnés. Les calculs de cette analyse sont réalisés à l'aide du programme SIZE (Somers, 1986).

Dans le but de vérifier l'état de séparation des sites échantillonnés dans le golfe, les caractères-descripteurs qui répondent à un maximum de variabilité chez l'une ou l'autre des composantes allométriques, sont sélectionnés comme données de base à l'analyse multivariée des fonctions discriminantes. Ces variables sélectionnées servent aussi aux calculs de la distance générale de Mahalanobis et des pourcentages de chevauchement entre les groupements échantillonnés (Mais, 1972; Royce, 1964).

3) Analyses électrophorétiques.

Les protéines solubles des tissus prélevés sont extraites par broyage d'environ 100 mg de muscle dans 0.2 ml de solution (volume double pour le foie) de Tris-HCl pH 8.0 (0.01M) contenant du saccharose (30%), du dithiothreitol (DTT) (0.005M), du polyvinyl-polypyrrolidone (PVP) (0.5%) et du phenylmethylsulfonyl fluorure (PMSF) (0.001M) pour les extraits de foie seulement.

La séparation des protéines est effectuée sur gel de polyacrylamide en système discontinu (Ornstein, 1964; Davis, 1964) et sur gel d'acétate de cellulose (Hebert et Beaton, 1989).

Les techniques de teinture des gels sont des modifications de celles décrites par Harris et Hopkinson (1976).

Les analyses statistiques sont effectuées en partie à l'aide du logiciel BIOSYS-1 (Swofford et Selander, 1989) et les analyses multivariées sont réalisées à l'aide du logiciel NTSYS, version 1.40 (Rohlf, 1988).

Calcul des fréquences alléliques.

Les fréquences alléliques sont calculées à partir des fréquences génotypiques à chacun des loci pour chacun des sites échantillonnés. L'ajustement aux proportions d'équilibre de Hardy-Weinberg est testé par un test d'adéquation ("goodness of fit") de G, en regroupant les classes d'allèles lorsque les effectifs attendus sont inférieurs à 3.

Différenciation des sites échantillonnés.

La significativité des différences est évaluée en testant l'hypothèse nulle que les fréquences alléliques sont les mêmes dans tous les échantillons, à l'aide du test G d'hétérogénéité (Sokal et Rohlf, 1981), en regroupant les classes d'allèles dont les effectifs attendus sont inférieurs à 3.

L'évaluation de la différenciation absolue est faite à partir de mesures de distances génétiques: la distance non-biaisée de Nei (1978) qui dépend des différences en homozygotie entre les populations et la distance de Cavalli-Sforza et Edwards (1967) qui dépend des différences en hétérozygotie à l'intérieur et au sein des populations.

Une matrice des distances de Cavalli-Sforza et Edwards est calculée entre chaque paire d'échantillons à chacun des loci et pour l'ensemble des loci.

Afin de visualiser les distances entre les sites échantillonnés, une ordination en coordonnées principales et un arbre de longueur minimum (minimum spanning tree) ont été effectués à partir de cette matrice. Par l'ordination, on obtient la position correcte des principaux groupes d'objets et l'arbre de longueur minimum qui y est superposé, met en évidence les relations entre les

paires d'échantillons les plus semblables qui modifient la composition des groupes (Legendre et Legendre, 1979).

La différenciation relative est évaluée par l'indice F_{ST} (Wright, 1965, 1978) qui mesure la quantité de variation génétique dans une population totale attribuable à la différenciation génétique entre les sous-populations. Cet indice peut être calculé comme suit:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

où H_T = hétérozygotie totale, ce qui équivaut à la probabilité que 2 gamètes choisis au hasard dans l'ensemble de la population globale portent des allèles différents
H_S = hétérozygotie moyenne au sein des sous-populations.

La subdivision d'une grande population en sous-populations et la dérive génique qui s'ensuit, entrainent une réduction de H_S par rapport à H_T et F_{ST} mesure l'importance relative de cette réduction.

Il est possible que la différenciation des sites échantillonnés soit structurée en groupements plus larges, les individus provenant d'un de ces groupes étant plus semblables les uns aux autres que des individus provenant de groupes différents. L'existence de tels groupements peut être vérifiée par une analyse hiérarchique de différenciation des populations (Wright, 1978), de la même façon que l'analyse de F_{ST}, mais en répartissant la variance totale en composantes correspondant aux groupements hiérarchiques spécifiés.

Estimation du flux génique.

Un des intérêts de l'utilisation de données électrophorétiques pour la description de la structure de populations est de pouvoir estimer le flux génique et le nombre de migrants à partir de certains modèles de migration entre populations.

Le flux génique est estimé à partir de l'indice de fixation de Wright (1969), F_{ST}, selon la formule:

$$F_{ST} = 1 / (1 + 4N_e m)$$

où m = taux de migration
N_e = nombre effectif d'individus

et selon la méthode des allèles rares (Slatkin, 1981, 1985). Ces allèles sont particulièrement sensibles au flux génique puisqu'il est improbable que les allèles rares soient transportés par des individus migrateurs à moins que la dispersion soit fréquente. Slatkin (1981) a proposé une méthode d'estimation qualitative du flux génique à partir de la fréquence des allèles individuels et de leur distribution au sein des populations par le calcul de

p(i), appelé fréquence moyenne conditionnelle, qui correspond à la fréquence moyenne de chacun des allèles observés dans "i" des sites.

RESULTATS ET DISCUSSION

A) Analyses morphométriques conventionnelles.

Les statistiques descriptives des caractères morphométriques conventionnels standardisés (moyennes et écarts-type) regroupées en fonction des divisions de l'OPANO (Figure 3) démontrent que le chevauchement entre les groupements actuellement préconisés pour la gestion du capelan du golfe est relativement prononcé.

La distance générale de Mahalanobis ainsi que le pourcentage de chevauchement calculés pour chacun des sites d'échantillonage sont présentés au Tableau 2. Les pourcentages de chevauchement sont relativement importants chez les mâles et les femelles. Ils sont du même ordre de grandeur que ceux calculés par Lambert et Bernier (1989) mais sensiblement plus élevés que ceux obtenus par Sharp et al. (1978). Aucun patron distinct n'émerge de ces matrices, ni chez les mâles ni chez les femelles.

L'analyse des fonctions discriminantes révèle différents aspects de la contribution des variables morphométriques à la séparation des échantillons. Le Tableau 3 souligne cette contribution significative, $p =< 0.001$, des quatre caractères-descripteurs mesurés sur chacun des individus. Cette observation rejoint celles de Sharp et al. (1978).

La Figure 4 est une représentation graphique des variables canoniques de chacun des caractères étudiés. On y remarque une légère tendance des individus de La Tabatière à se différencier de ceux de Sept-Iles sur le premier axe chez les mâles comme chez les femelles. On y observe aussi une certaine tendance des individus de l'ouest (Blanc-Sablon, Port-au-Choix et Corner Brook) à se dissocier sur le deuxième axe chez les mâles et par une combinaison des deux axes chez les femelles.

Dérivée du calcul des fonctions de classification illustrées au Tableau 4, la classification à posteriori de chacun des individus dans leur échantillon d'origine est comptabilisée au Tableau 5. Les valeurs observées sont plutôt faibles en comparaison à celles obtenues par Misra et Carscadden (1987) et Sharp et al. (1978) qui mentionnent des pourcentages atteignant jusqu'à 100 % d'individus correctement classés. En effet, tant chez les mâles que chez les femelles, ces pourcentages varient de 8 % pour la région de Corner Brook à 70 % pour celle de Sept-Iles, les valeurs se situant généralement aux environs de 40 %. Ces résultats rejoignent ceux de Lambert et Bernier (1989) qui rapportent une faible classification à posteriori. Cette reclassification plutôt homogène indique une faible différenciation des sites échantillonnés dans le golfe à partir des caractères-descripteurs conventionnels utilisés.

Ainsi, l'hypothèse de la présence de populations de capelan hétérogènes et distinctes dans le golfe du St-Laurent ne peut être vérifiée sans équivoque à l'aide des données morphologiques conventionnelles. Les conclusions de Lambert et Bernier (1989) sont similaires.

Il existe une certaine controverse quant aux diverses méthodes disponibles de standardisation des données brutes (Claytor et MacCrimmon, 1987). Or, il faut mentionner que les données de base sont préalablement standardisées, c'est à dire que l'effet de la taille est filtré. Par contre, le Tableau 2 et la Figure 3 ne laissent aucune ambiguïté quant au chevauchement des valeurs de chacun des caractères morphométriques utilisés.

B) Analyses morphométriques en réseau (truss).

Les résultats obtenus selon l'analyse des données mesurées chez les mâles sont illustrés au Tableau 6. La première composante, dite isométrique, c'est à dire celle qui décrit l'effet de la taille des individus, possède une valeur propre exprimée en pourcentage de l'ordre de 30 %. Les composantes subséquentes qui incorporent l'effet allométrique de la forme montrent des pourcentages de 14 % et de 7 %. Les 9 variables sélectionnées au Tableau 6 dimensionnent principalement la région caudale, les parties de la nageoire adipeuse, de la nageoire caudale, des parties ventrale et transversale des individus mâles.

Chez les femelles (Tableau 7), le pourcentage associé à la composante isométrique est supérieur à celui observé chez les mâles, soit 49 %. Les composantes subséquentes représentent des pourcentages de la variance totale de l'ordre de 9 % et 6%. Les variables sélectionnées, comme chez les mâles, dimensionnent les parties des nageoires adipeuse et caudale, la région caudale, ainsi qu'une section de la partie ventrale des individus.

Chez les mâles et les femelles, la distribution de chacun des individus dans l'espace réduit des composantes 2 et 3 (Figure 5) démontre une tendance des stations de la région-ouest du golfe (Blanc-Sablon, Port-au-Choix et Corner Brook), tout comme celles de la région-est (Newport et Sept-Iles) à se regrouper, quoique Newport émerge de cette distribution. La composition en âge et en longueur de cet échantillon (Figure 6) est particulière et contrairement aux stations avoisinantes (Lambert,1990 données non-publiées), est caractérisée par la prédominance d'individus relativement jeunes et de petite taille. Cette structure de population semble toutefois propre à l'échantillon, puisqu'il a été prélevé à la toute fin de la période de frai.

De plus, selon la Figure 5, les individus provenant de La Tabatière semblent s'isoler de l'ensemble des sites d'échantillonnage particulièrement chez les femelles alors que chez les mâles, les individus de Sainte-Flavie se rapprochent de ceux de La Tabatière. Les analyses des fréquences de longueur et de la composition à l'âge (Figure 7), démontrent une situation

plutôt inusitée dans cette région par la présence d'individus de forte taille et plus âgés comparativement aux individus présents dans les régions avoisinantes (Lambert, 1990, données non-publiées). Selon les observateurs locaux et les exploitants, les sites de frai de la Côte-Nord du Québec seraient partagés entre une première vague composée d'individus de petite taille et de couleur blanchâtre et une seconde composée d'individus de forte taille communément appelés "dos bleu". Ces derniers sont exclusivement recherchés et sélectionnés par les exploitants.

Les pourcentages de chevauchement entre les groupes basés sur les caractères-descripteurs sélectionnés, présentés au Tableau 8, sont plus faibles que ceux observés lors de l'analyse des caractères conventionnels (Tableau 2). Chez les mâles, la station de La Tabatière est nettement différenciée des autres sites d'échantillonnage sauf de celui de Sainte-Flavie, ce qui est clairement illustré à la Figure 5. Chez les femelles, la station de La Tabatière ne se distingue que des sites de l'ouest du golfe. En identifiant deux sous-régions du golfe du St-Laurent comme étant celles de l'est et de l'ouest et en excluant les valeurs de La Tabatière, les chevauchements intra-région sont plus importants que les chevauchements inter-régions. Notamment chez les femelles, les groupements Baie-des-Chaleurs / golfe-ouest s'associent entre eux, alors qu'on note de faibles pourcentages entre ces derniers groupements et ceux de la région golfe-est.

Le Tableau 9 présente les fonctions de classification d'où dérive la classification à posteriori de chacun des individus dans leur groupement d'origine (Tableau 10). On y remarque de façon relativement nette que les individus qui ne sont pas reclassifiés dans leur groupement d'origine, le sont dans la sous-région à laquelle ils appartiennent. Ces résultats démontrent bien la similitude au niveau morphométrique des stations échantillonnées à l'intérieur des sous-régions du golfe.

En résumé, les résultats de la classification à posteriori basés sur l'analyse en réseau mettent en évidence des regroupements d'individus différenciés selon l'axe est-ouest du golfe, malgré que la région de La Tabatière soit caractérisée par la présence d'un type différent de capelan. Ces tendances sont confirmées dans les ordinations résultant des analyses en composantes principales.

Il est à souligner que les deux approches morphométriques apportent des résultats différents, particulièrement lors de la comparaison des distances de Mahalanobis et des pourcentages de chevauchement obtenus à partir de ces deux techniques (Tableaux 2 et 8). Le type de données de base est évidemment différent et les mesures de l'analyse en réseau sont plus susceptibles de mettre en évidence des changements localisés de forme puisqu'ils permettent une représentation plus complète des diverses parties du corps du poisson.

C) Analyses électrophorétiques

Des essais ont été faits pour 33 systèmes enzymatiques, parmi lesquels 15 sont séparés de façon satisfaisante dans le muscle et 9 dans le foie. Un polymorphisme est observé à 5 de ces systèmes dans le muscle et 3 dans le foie, pour un total de 10 loci (Tableau 11). L'interprétation des patrons de bandes à partir de laquelle les fréquences génotypiques sont déterminées correspond bien à ce qui est décrit par Payne (1975, 1976), Dushchenko (1984) et Sorensen et Simonsen (1988) pour les estérases du muscle et du foie. Par contre, des divergences sont présentes au niveau du nombre de loci observés (MDH, Sorensen et Simonsen, 1988; MDH et PGM, Mork et Friis-Sorensen, 1983), au niveau du nombre d'allèles observés et de leur fréquences (MPI, PGM, ME et PGI, Sorensen et Simonsen, 1988; ME, PGI et PGM, Mork et Friis-Sorensen,1983). Les différences entre les présents résultats au niveau de la description des systèmes isoenzymatiques et du taux de polymorphisme et les résultats cités ci-haut pourraient être attribuées, entre autres, à des différences de techniques de séparation.

Les fréquences alléliques calculées à partir des fréquences génotypiques sont présentées au Tableau 12. Les différences entre les échantillons sont dues en majeure partie à des différences de fréquences d'allèles existant à la plupart des sites plutôt qu'à la présence d'allèles uniques aux différents sites.

Les résultats du test de Hardy-Weinberg montrent une déviation significative ($p < .005$) au locus SDH dans l'échantillon de Sept-Iles, aux loci PGI-1 et PGI-2 dans l'échantillon de Havre Saint-Pierre, au locus PGM dans l'échantillon de La Tabatière, au locus EST-m dans l'échantillon de Ste-Flavie et au locus EST-f dans les échantillons de Ste-Flavie, Blanc-Sablon, Corner Brook et Newport. Les résultats de ce test confirment l'interprétation génétique pour les systèmes enzymatiques autres que les estérases. Quoiqu'il ne soit pas toujours significatif, un surplus d'homozygotes est observé dans presque tous les échantillons pour les estérases (foie et muscle). Un tel excès d'homozygotes au niveau des estérases a déjà été rapporté chez plusieurs espèces de poissons (Utter et al.,1970; Mitton et Koehn, 1975; Smith et al.,1981). L'hypothèse de la présence d'allèles nuls à l'état hétérozygote qui aurait pour effet d'augmenter de façon apparente la fréquence d'homozygotes impliquerait une fréquence très élevée d'allèles nuls. Or, il est peu probable que ces allèles délétères soient maintenus à des fréquences élevées. Il est donc possible qu'un phénomène sélectif soit impliqué.

Les résultats du test G d'hétérogénéité sont présentés au Tableau 13. L'hypothèse nulle que les 8 échantillons proviennent d'une seule population est rejetée aux loci individuels ME, PGM et SDH, de même que pour l'ensemble des loci.

Le calcul de la distance de Nei confirme que les différences entre les sites échantillonés sont effectivement faibles (de .000 à .002) (non présenté). La matrice des distances génétiques de

Cavalli-Sforza et Edwards calculée pour l'ensemble des loci (Tableau 14) est illustrée par l'ordination présentée à la Figure 8. Les trois premiers axes de l'ordination en coordonnées principales résument respectivement 19%, 17% et 15% de l'information contenue dans la matrice pour un total de 51%. L'examen du diagramme d'ordination sur lequel est reporté l'arbre de longueur minimum met en évidence la position centrale de l'échantillon de Havre St-Pierre par rapport à l'ensemble. Quoique les axes principaux ne puissent être interprétés individuellement, il est à remarquer que la position des sites échantillonés est répartie sur le deuxième axe selon un cline est-ouest correspondant à leur distribution géographique. Toutefois, les échantillons de La Tabatière et de Port-au-Choix se distinguent du groupe des échantillons de Corner Brook et Blanc-Sablon. On observe aussi, à partir de cette représentation, le rapprochement des échantillons de Sainte-Flavie et Sept-Iles duquel est isolé celui de Newport.

L'examen des matrices de distances de Cavalli-Sforza et Edwards calculées à chacun des loci (non présenté), nous permet de constater que l'échantillon de Newport se differencie de l'ensemble surtout aux loci ME et PGI-2 où s'expriment 2 allèles privés. L'échantillon de La Tabatière se différencie surtout aux loci MDH-1 et EST-m. L'échantillon de Port-au-Choix se distingue au locus EST-m.

Le Tableau 15 présente les valeurs de F_{ST} pour chacun des allèles ainsi que les moyennes pondérées de ces valeurs pour chacun des loci. La moyenne de F_{ST} sur tous les loci est de 0.005. Les valeurs calculées à chacun des loci sont dans l'ensemble, relativement faibles, mais toutes plus élevées que 0. Parmi les loci dont les valeurs de F_{ST} sont plus importantes, seul PGI-1 ne présente pas d'hétérogénéité significative au sein des échantillons d'après le test G_H.

Il existe donc une certaine hétérogénéité génétique au sein des sites échantillonnés et une portion, quoique faible, de cette variabilité est expliquée par des différences entre les échantillons.

Les résultats d'une première analyse du F_{ST} hiérarchique de Wright où les échantillons sont regroupés selon les divisions de l'OPANO, 4R, 4S et 4T sont comparés aux résultats obtenus en regroupant les échantillons en fonction des distances génétiques de Cavalli-Sforza et Edwards calculées précédemment, soit un groupement de Sainte-Flavie, Sept-Iles et Havre St-Pierre, un groupement de Blanc Sablon et Corner Brook, Port-au-Choix, Newport et La Tabatière étant isolés (Tableau 16). Ces résultats indiquent que les regroupements proposés à partir des distances génétiques de Cavalli-Sforza et Edwards répartissent une plus grande portion de la variabilité entre les régions pour la majorité des loci ainsi que pour la moyenne des loci, alors que l'analyse basée sur les régions de l'OPANO augmente la variance au sein d'une région par rapport à la variance totale, rendant la variance entre les régions négative ou nulle. Ces résultats

indiquent sans équivoque que les divisions de l'OPANO ne correspondent pas aux affinités génétiques des échantillons étudiés et que les regroupements proposés respectent mieux la composition génétique analysée.

Estimation du flux génique

Les valeurs de N_em calculées à chacun des loci, sont présentées au Tableau 15. Si on assume que les différences entre les loci sont dues à des différences aléatoires d'échantillonnage, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas dues à des différences sélectives, on peut estimer une valeur pour l'ensemble des loci à partir de la moyenne des valeurs de F_{ST}. Les valeurs de N_em sont très élevées et relativement semblables pour l'ensemble des loci sauf pour le locus EST-f où une valeur de F_{ST} plus faible entraine une estimation beaucoup plus élevée de N_em. Or, un déséquilibre des proportions génotypiques a été décelé à ce locus ainsi qu'au locus EST-m pour la majorité des échantillons et l'hypothèse que ce déséquilibre soit le résultat de pressions sélectives n'est pas exclue. La moyenne de F_{ST} est recalculée sans tenir compte de ces deux loci et le N_em correspondant réévalué à 31 individus migrants par génération plutôt que 41. Ces valeurs correspondent à un taux de migration élevé lorsque comparées aux valeurs compilées par Slatkin (1981) pour des organismes appartenant à différents taxons mais sont du même ordre de grandeur que les valeurs calculées pour dix espèces de poissons marins dont la moyenne est de 30.

Les résultats de l'évaluation qualitative du flux génique présentés au Tableau 17 et illustrés à la Figure 9, indiquent un niveau apparent de flux génique élevé, selon les simulations de Slatkin (1981).

Les résultats de l'approche génétique dans l'ensemble, montrent une faible différenciation des sites échantillonnés en conséquence d'échanges génétiques importants, ce à quoi on s'attend pour des populations rapprochées d'une espèce pélagique marine. Toutefois, cette différenciation attribuable à différents loci génétiques suit un schéma non-aléatoire: les échantillons de l'ouest (Sainte-Flavie, Sept-Iles et Havre St-Pierre) se différencient de ceux de l'est (Corner-Brook et Blanc-Sablon) alors que Newport, La Tabatière et Port-au-Choix se distinguent de ces groupements.

CONCLUSION

Les trois approches analytiques utilisées pour compléter les études antérieures de discrimination des populations de capelan dans le golfe du St-Laurent, convergent sensiblement vers les mêmes conclusions. Elles permettent de poser l'hypothèse de l'existence de deux grandes régions correspondant à l'est et à l'ouest du golfe. Quoique l'étude morphométrique dite conventionnelle ne mette en évidence qu'une faible différenciation des site échantillonnés, les conclusions de

l'analyse morphométrique en réseau tendent vers celles de l'analyse électrophorétique. En effet, l'approche génétique pour la comparaison du capelan des régions 4R, 4S et 4T permet d'observer que ces sites sont caractérisés par un flux génique important mais qu'il existe une structuration de la variabilité totale. De ces regroupements est-ouest basés sur les affinités génétiques et morphométriques des échantillons, se distinguent toutefois les stations de Newport et de La Tabatière. La divergence de ce dernier site est expliquée par un artéfact créé lors de l'échantillonnage, issu de la présence de deux vagues successives d'individus possédant des caractéristiques différentes. La différenciation de Newport est possiblement attribuable à la composition en classes d'âge de l'échantillon analysé.

REFERENCES

Bookstein, F.L. 1978. The measurement of biological shape and shape change. Lecture Notes in Biomathematics No. 23. Springer-Verlag, N.Y. 191 p.

Carscadden, J.E. 1983. Capelin as a forage species: A review of selected studies. NAFO SCR. Doc. 83/IX/72: 7 p.

Carscadden, J.E. et R.K. Misra. 1980. Multivariate analysis of meristic characters of capelin (Mallotus villosus) in the Northwest Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 725-729.

Cavalli-Sforza, L.L. et A.W.F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. Evolution 21: 550-570.

Claytor, R.R. et H.R. MacCrimmon. 1987. Partitioning size from morphometric data: A comparaison of five statistical procedures used in fisheries stock identification research. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 1531: viii + 23 p.

Davis, B.J. 1964. Disc electrophoresis-II. Method and application to human serum proteins. Ann. N.Y. Acad. Sci. 121: 404-427.

De Lafontaine, Y. 1979. Distribution spatio-temporelle de l'ichtyoplancton dans l'estuaire maritime et le nord-ouest du golfe du Saint-Laurent. Thèse de maitrise, Univ. du Québec: 176 p.

Dushchenko, V.V. 1984. Soviet investigations of the intraspecific structure of the Barents sea capelin. Proc. Soviet-Norwegian Symp. The Barents sea capelin. Bergen.

Harris, H. et D.A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland Publ., Amer. Elsevier Publ., N.Y.

Hebert, P. et M. Beaton. 1989. Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate electrophoresis. A practical handbook. Educational service of Helena Labs. 31 p.

Holland, D.A. 1969. Component analysis: An aid to interpretation of data. Expl. Agric. 5: 151-164.

Jacquaz, B., K.W. Able et Leggett. 1977. Seasonal distribution, abundance and growth of larval capelin (Mallotus villosus) in the St. Lawrence Estuary and Northwestern Gulf of St. Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 34: 2015-2029.

Jangaard, P.M. 1974. The capelin (Mallotus villosus). Can. Bull.Fish. Aquat. Sci. 186: 70 p.

Lambert, J.-D. 1983. Contribution à l'étude des communautés

planctoniques de la Baie-des-Chaleurs. Thèse de maitrise, Univ. du Québec. 131 p.

Lambert, J.-D. et B. Bernier. 1989. Observations on 4RST capelin in the Gulf of St. Lawrence. (A retrospective, 1984-1987). CAFSAC Res. Doc. 89/8: 1-33.

Legendre, L. et P. Legendre. 1979. Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec. 247p.

Mais, K.F. 1972. A subpopulation study of the Pacific sardine. Calif. Fish. Game 58: 296-314.

McGlade, J.M. et E.G. Boulding. 1986. The Truss: A geometric and statistical approach to the analysis of form in fish. Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. No. 1457.

Meng, H.J. et M. Stocker. 1984. An evaluation of morphometrics and meristics for stock separation of Pacific herring (Clupea harengus pallasi). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 414-422.

Misra, R.K. et J.E. Carscadden. 1987. A multivariate analysis of morphometrics to detect differences in populations of capelin (Mallotus villosus). J. Cons. int. Explor. Mer, 43: 99-106.

Mitton, J.B. et R.K. Koehn. 1975. Genetic organisation and adaptive response of allozymes to ecological variables in Fundulus heteroclitus. Genetics 79: 92-111.

Mork, J. et E. Friss-Sorensen. 1983. Genetic variation in capelin Mallotus villosus from Norwegian waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 199-205.

Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.

Ornstein, L. 1964. Disc electrophoresis-I. Background and theory. Ann. N.Y. Acad. Sci. 121: 321-349.

Parent, S. et P. Brunel. 1976. Aires et périodes de fraye du capelan (Mallotus villosus) dans l'estuaire et le golfe Saint-Laurent. Trav. Pêch. Qué. 45: 46 p.

Payne, R.H. 1975. Esterase polymorphism in the capelin Mallotus villosus: Preliminary evidence for geographic variation in allele frequencies at three loci. I.C.E.S. C.M. 1975/H28.

Payne, R.H. 1976. Further studies on the biochemical population genetics of the capelin, Mallotus villosus: Demonstration that the capelin populations of the West Greenland and eastern North America are genetically-distinct. I.C.E.S. C.M. 1976/H:24.

Ricker, W.E. 1973. Linear regression in fishery research. J. Fish. Res. Board Can. 30: 409-434.

Rohlf, F.J. 1988. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Exeter Publishing, Ltd. New York.

Royce, W.F. 1964. A morphometric study of yellow fin tuna (Thunnus albacares). U.S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull. 63: 395-443.

Sharp. J.C., K.W. Able et J.E. Carscadden. 1978. Utility of meristic and morphometrics characters for identification of capelin (Mallotus villosus) stocks in Canadian Atlantic waters. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 35: 124-130.

Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. Genetics 99: 323-335.

Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicator of gene flow. Evolution 39: 53-65.

Smith, J.P., R.I.C.C. Francis et A. Jamieson. 1981. An excess of homozygotes at the esterase locus in the Atlantic mackerel Scomber scombrus. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics:12: 171-180.

Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 859 p.

Somers, K.M. 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. Syst. Zool. 35(3): 359-' 368.

Sorensen, E.F. et V. Simonsen. 1988. Genetic differentiation among populations of capelin Mallotus. J. Appl. Ichthyol. 4: 23-28.

Sundberg, P. 1989. Shape and size-constrained principal components analysis. Syst. Zool. 38(2): 166-168.

Swofford, D.L. et R.B. Selander. 1989. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics (release 1.7). David L. Swofford, Illinois Natural History Survey. 43 pp.

Templeman, W. 1948. The life history of capelin (Mallotus villosus) in Newfoundland waters. Bull. Nfld. Govt. lab. 17: 151 p.

Utter, F.M.,C.J. Stormont et H.O. Hodgins. 1970. Esterase polymorphism in vitreous fluid of Pacific hake Merluccius productus. Anim. Blood Groups Biochem. Genet.1: 69-82.

Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating.

Evolution 19: 395-420.

Wright, S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol.2. The theory of gene frequencies. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL. 511 p.

Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol.4: Variability within and among natural populations. The University of Chicago Press. Chicago and London. 580 pp.

Tableau 1. Sites d'échantillonnage du capelan dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent.

CODE	SITE D'ECHANTILLONNAGE	DIVISION	DATE
A	Newport (Qué).	4 T	06-06-89
B	Sainte-Flavie (Qué).	4 T	26-05-89
C	Sept-Iles (Qué).	4 S	08-06-89
D	Havre Saint-Pierre (Qué).	4 S	09-06-89
E	La Tabatière (Qué).	4 S	04-07-89
F	Blanc Sablon (Qué).	4 S	22-06-89
G	Corner Brook (T-N).	4 R	19-06-89
H	Port-aux-Choix (T-N).	4 R	21-06-89

Tableau 2. Distances de Mahalanobis et pourcentage de chevauchement entre les groupes. (Variables conventionnelles). (D \ %).

MALES

GROUPES	A	B	C	D	E	F	G	H
A		75.66	23.02	41.22	61.00	47.76	56.20	65.28
B	0.375		14.16	29.84	61.00	34.72	41.80	47.76
C	5.731	8.694		27.14	20.06	23.02	23.80	28.92
D	2.708	4.369	4.861		22.62	47.16	35.24	28.92
E	1.062	1.047	6.529	5.821		28.92	35.76	58.92
F	2.015	3.574	5.806	2.105	4.500		70.80	72.64
G	1.365	2.063	5.610	3.476	3.423	0.582		63.12
H	0.815	2.038	4.509	1.164	2.650	0.481	0.917	

FEMELLES

GROUPES	A	B	C	D	E	F	G	H
A		52.86	61.70	37.88	19.02	30.78	42.78	55.52
B	1.577		34.22	59.92	33.20	52.86	61.70	54.18
C	1.017	3.587		27.14	17.70	24.20	34.72	37.34
D	3.075	1.110	4.861		30.78	42.38	77.94	47.76
E	6.893	3.776	7.242	4.203		69.66	42.38	33.20
F	4.140	1.612	5.514	2.572	0.601		54.18	50.28
G	2.491	1.000	3.508	0.315	2.594	1.473		57.54
H	1.406	1.500	3.146	1.998	3.749	1.798	1.277	

Tableau 3. Valeur du F et significativité de la contribution des divers caractères morphométriques à l'analyse multivariée discriminante.

	1989	
VARIABLE	F	
	Mâle	Femelle
	df=7,392	df=7,392
Long.tête	17.602**	7.195**
Larg.corps	33.153**	31.085**
Long.museau	25.538**	9.159**
Diam.oeil	5.146**	19.472**

** p =<0.001

Tableau 4. Fonctions de classification basées sur les données morphométriques conventionnelles standardisées.

MALES

LIEUX D'ECHANTILLONNAGE

VARIABLES	A	B	C	D	E	F	G	H
Long. Tête	19.927	19.877	20.222	21.014	19.540	19.756	19.387	20.076
Larg. Corp	14.056	13.621	15.427	14.709	13.698	14.780	14.705	14.506
Long. Muse.	12.159	11.984	14.195	11.219	13.403	11.430	11.875	11.831
Diam. Oeil	10.207	10.012	10.864	10.720	10.731	11.038	10.401	10.882
Constante	-578.636	-564.629	-650.138	-624.942	-575.137	-590.807	-577.540	-596.683

FEMELLES

LIEUX D'ECHANTILLONNAGE

VARIABLES	A	B	C	D	E	F	G	H
Long. Tête	19.858	20.051	20.252	20.346	19.504	19.419	20.131	19.176
Larg. corp	9.782	10.462	9.615	10.985	11.200	10.926	10.883	10.522
Long. Muse.	19.446	18.420	20.637	18.805	20.637	19.807	19.575	20.019
Diam. Oeil	13.005	13.384	13.640	12.580	15.869	15.039	13.354	13.520
Constante	-526.803	-539.363	-550.583	-558.539	-577.159	-554.702	-561.837	-530.906

Tableau 5. Nombre et proportion d'individus correctement classés a postériori dans chacun des groupes. (Variables conventionnelles).

MALES

GROUPES	NOMBRE D'INDIVIDUS A	B	C	D	E	F	G	H	PROPORTION CORRECTEME CLASSEE
A	15	11	5	1	10	0	8	0	30
B	5	25	1	4	8	1	4	2	50
C	0	1	35	3	2	3	3	3	70
D	3	0	5	30	1	5	1	5	60
E	3	9	1	2	31	0	3	1	62
F	4	4	5	4	3	16	11	3	32
G	6	5	3	2	2	10	20	2	40
H	6	6	5	11	6	6	6	4	8

FEMELLES

GROUPES	NOMBRE D'INDIVIDUS A	B	C	D	E	F	G	H	PPOPORTION CORRECTEMEN CLASSEE
A	21	4	12	2	1	3	0	7	42
B	3	16	3	5	2	10	5	6	32
C	10	2	29	2	0	0	1	6	58
D	1	7	4	18	5	3	8	4	36
E	0	2	1	3	30	8	3	3	60
F	1	8	1	3	14	13	3	7	26
G	2	3	6	18	3	6	5	7	10
H	2	8	7	2	4	3	4	20	40

Tableau 6. Analyse en composantes principales des 37 caractères morphométriques. (Variables du réseau).

MALES

COMPOSANTES

	1		2		3	
Valeurs propres:	29.93%		13.71%		7.12%	
Variables	Vecteur propre	% de variance	Vecteur propre	% de variance	Vecteur propre	% de variance
01-02	0.162	0.787	0.028	0.011	0.073	0.038
02-03	0.162	0.787	0.116	0.186	0.051	0.018
03-04	0.162	0.787	-0.139	0.265	0.098	0.069
04-05	0.162	0.787	0.169	0.393	-0.118	0.099
05-06	0.162	0.787	0.244	0.820*	-0.039	0.010
06-07	0.162	0.787	-0.291	1.167*	-0.178	0.226
07-08	0.162	0.787	0.112	0.172	0.162	0.188
08-09	0.162	0.787	0.226	0.701	-0.408	1.190*
09-10	0.162	0.787	0.176	0.427	-0.392	1.097*
10-11	0.162	0.787	0.099	0.135	0.255	0.466
11-12	0.162	0.787	0.060	0.049	-0.370	0.977*
12-13	0.162	0.787	-0.043	0.026	0.166	0.198
13-14	0.162	0.787	-0.024	0.795	-0.115	0.095
14-15	0.162	0.787	0.262	0.945*	-0.046	0.015
15-16	0.162	0.787	0.116	0.187	-0.033	0.008
16-01	0.162	0.787	-0.081	0.090	-0.050	0.018
01-15	0.162	0.787	0.057	0.045	0.016	0.001
02-16	0.162	0.787	-0.020	0.005	0.075	0.041
02-15	0.162	0.787	-0.055	0.042	0.033	0.008
02-14	0.162	0.787	0.230	0.730	-0.020	0.003
03-15	0.162	0.787	0.076	0.079	0.097	0.068
03-14	0.162	0.787	-0.117	0.190	0.113	0.091
04-14	0.162	0.787	-0.271	1.013*	0.100	0.072
03-13	0.162	0.787	-0.033	0.015	-0.012	0.001
04-13	0.162	0.787	0.005	0.000	-0.050	0.018
05-13	0.162	0.787	-0.000	0.000	0.131	0.123
06-13	0.162	0.787	0.119	0.196	0.149	0.158
04-12	0.162	0.787	0.037	0.019	0.006	0.000
05-12	0.162	0.787	-0.180	0.412	0.057	0.023
06-12	0.162	0.787	-0.291	1.168*	-0.021	0.003
07-12	0.162	0.787	-0.080	0.088	-0.150	0.161
06-11	0.162	0.787	-0.311	1.334*	-0.210	0.315
07-11	0.162	0.787	-0.221	0.673	-0.113	0.091
08-11	0.162	0.787	0.145	0.289	0.083	0.049
09-11	0.162	0.787	0.054	0.041	0.322	0.738
07-09	0.162	0.787	0.090	0.111	0.231	0.380
07-10	0.162	0.787	0.150	0.311	0.024	0.004

*= Descripteurs sélectionnés.

Tableau 7. Analyse en composantes principales des 37 caractères morphométriques. (Variables du réseau).

FEMELLES

COMPOSANTES

	1		2		3	
Valeurs propres:	48.75%		8.75%		5.72%	
Variables	Vecteur propre	% de variance	Vecteur propre	% de variance	Vecteur propre	% de variance
01-02	0.162	1.282	0.004	0.000	0.003	0.000
02-03	0.162	1.282	-0.039	0.013	0.098	0.055
03-04	0.162	1.282	0.021	0.004	-0.060	0.020
04-05	0.162	1.282	-0.012	0.001	0.112	0.072
05-06	0.162	1.282	-0.367	1.184*	-0.369	0.781
06-07	0.162	1.282	0.335	0.986*	0.119	0.081
07-08	0.162	1.282	-0.263	0.607	-0.072	0.030
08-09	0.162	1.282	0.061	0.032	0.076	0.033
09-10	0.162	1.282	0.109	0.104	0.010	0.000
10-11	0.162	1.282	-0.200	0.353	0.141	0.115
11-12	0.162	1.282	0.124	0.134	-0.304	0.531
12-13	0.162	1.282	0.014	0.001	0.039	0.008
13-14	0.162	1.282	0.139	0.171	-0.433	1.073*
14-15	0.162	1.282	-0.099	0.086	0.294	0.496
15-16	0.162	1.282	-0.122	0.132	-0.289	0.479
16-01	0.162	1.282	0.088	0.068	0.093	0.050
01-15	0.162	1.282	-0.022	0.004	-0.035	0.007
02-16	0.162	1.282	-0.036	0.011	-0.024	0.003
02-15	0.162	1.282	-0.034	0.010	0.071	0.029
02-14	0.162	1.282	-0.103	0.093	0.255	0.372
03-15	0.162	1.282	-0.037	0.012	0.179	0.183
03-14	0.162	1.282	-0.038	0.012	0.188	0.203
04-14	0.162	1.282	0.085	0.063	-0.135	0.104
03-13	0.162	1.282	0.015	0.002	0.104	0.062
04-13	0.162	1.282	0.015	0.001	0.140	0.112
05-13	0.162	1.282	0.061	0.033	0.009	0.000
06-13	0.162	1.282	-0.145	0.185	-0.100	0.057
04-12	0.162	1.282	0.021	0.004	0.152	0.132
05-12	0.162	1.282	0.097	0.082	-0.006	0.000
06-12	0.162	1.282	0.234	0.480	-0.040	0.009
07-12	0.162	1.282	0.190	0.318	-0.018	0.001
06-11	0.162	1.282	0.359	1.134*	-0.033	0.006
07-11	0.162	1.282	0.239	0.504	-0.050	0.014
08-11	0.162	1.282	-0.111	0.109	0.151	0.131
09-11	0.162	1.282	-0.273	0.656*	0.062	0.022
07-09	0.162	1.282	-0.325	0.926*	-0.157	0.141
07-10	0.162	1.282	-0.105	0.097	0.047	0.012

*= Descripteurs sélectionnés.

Tableau 8. D de Mahalanobis et pourcentage de chevauchement entre les groupes. (Variables du réseau). (D \ %).

MALES

GROUPES	A	B	C	D	E	F	G	H
A		6.28	45.32	58.92	0.24	23.40	42.38	24.20
B	13.874		14.16	17.38	19.70	9.70	10.30	10.30
C	2.239	8.590		72.64	0.76	29.38	53.52	31.75
D	3.521	7.419	0.493		0.88	18.68	53.52	22.24
E	36.647	6.620	28.536	27.460		1.18	0.72	1.04
F	5.647	10.999	4.396	6.960	25.353		60.30	72.64
G	2.559	10.621	1.560	3.238	28.930	1.071		61.70
H	5.430	10.693	4.004	5.985	26.254	0.496	1.018	

FEMELLES

GROUPES	A	B	C	D	E	F	G	H
A		16.76	39.54	18.68	12.86	7.50	7.02	2.64
B	7.591		42.38	71.88	22.24	34.72	30.30	12.36
C	2.919	2.595		49.02	25.42	14.98	12.60	5.12
D	7.025	5.240	1.887		16.46	39.54	34.22	16.16
E	9.282	6.002	5.203	7.716		3.58	2.78	0.86
F	12.688	3.502	8.309	2.889	17.586		80.26	51.56
G	13.133	4.230	9.318	3.637	19.377	0.246		48.40
H	19.646	9.532	15.241	7.828	27.670	1.681	1.978	

Tableau 9. Fonctions de classification basées sur les données standardisées du réseau.

MALES

LIEUX D'ECHANTILLONNAGE

VARIABLES	A	B	C	D	E	F	G	H
05-06	5.526	6.077	5.587	5.554	6.577	5.827	5.852	5.764
06-07	11.025	10.616	11.014	10.868	10.516	10.947	10.967	10.762
08-09	24.638	23.967	23.823	23.149	25.018	26.309	25.104	26.117
09-10	-4.599	-4.659	-4.587	-4.429	-4.967	-5.096	-4.764	-5.059
11-12	8.524	7.222	7.475	7.621	6.189	6.359	6.844	6.511
14-15	6.561	7.211	6.649	6.590	7.897	7.017	6.797	6.879
04-14	13.870	13.044	13.580	13.421	12.769	13.348	13.417	13.011
06-12	24.105	23.753	23.587	22.969	24.752	25.982	24.829	26.242
06-11	-6.465	-6.491	-6.375	-6.251	-6.689	-6.701	-6.441	-6.807
Constante	-845.006	-831.560	-818.744	-796.042	-879.957	-862.488	-836.990	-840.034

FEMELLES

LIEUX D'ECHANTILLONNAGE

VARIABLES	A	B	C	D	E	F	G	H
05-06	-12.115	-10.788	-11.153	-10.859	-10.328	-10.936	-11.319	-10.761
06-07	30.497	29.341	29.674	29.869	27.651	30.813	31.102	31.794
07-08	1732.621	1748.545	1731.865	1743.644	1730.044	1759.673	1762.344	1761.817
13-14	6.473	6.356	6.382	6.340	6.285	6.394	6.386	6.381
06-11	52.956	52.575	52.207	52.370	52.662	52.960	52.986	53.222
09-11	-103.862	-104.033	-103.401	-103.797	-102.342	-104.604	-105.147	-104.279
07-09	-1239.796	-1252.887	-1240.281	-1248.810	-1240.729	-1259.572	-1261.255	-1260.268
Constante	-10214.299	-10371.086	-10184.961	-10328.303	-10138.361	-10545.314	-10572.018	-10613.036

Tableau 10. Nombre et proportion d'individus correctement classés a postériori dans chacun des groupes. (Variables du réseau).

MALES

GROUPES	NOMBRE D'INDIVIDUS								PROPORTION CORRECTEMENT CLASSEE
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	31	0	9	3	0	0	6	1	62
B	0	31	7	1	11	0	0	0	62
C	5	0	22	18	0	0	4	1	44
D	5	2	7	36	0	0	0	0	72
E	0	13	0	0	37	0	0	0	74
F	1	2	8	0	0	19	5	15	38
G	3	0	8	8	0	13	11	6	26
H	2	1	4	1	0	13	5	24	48

FEMELLES

GROUPES	NOMBRE D'INDIVIDUS								PROPORTION CORRECTEMENT CLASSEE
	A	B	C	D	E	F	G	H	
A	34	0	9	1	6	0	0	0	68
B	1	21	8	6	5	6	3	0	42
C	5	4	31	7	3	0	0	0	62
D	0	12	9	17	2	5	5	0	34
E	0	6	1	0	43	0	0	0	86
F	0	4	3	4	0	14	12	13	28
G	0	5	0	2	0	8	24	11	48
H	0	2	1	0	0	3	18	26	52

Tableau 11. Description des systèmes enzymatiques étudiés.

Enzyme	abbrev.	E.C.no	loci obs.	tissu	nombre d'allèles obs.	structure quaternaire
Estérases	EST	3.1.1._	a	F	5	monomère
			b	M, F	9	
			c	M	n.a.	
			d	M	n.a.	
Enzyme malique	ME	1.1.1.40	a	F, M	5	dimère
Déshydrogénase malique	MDH	1.1.1.37	a	M	3	dimère
			b	M	3	
Phosphoglucose isomérase	PGI	5.3.1.9	a	M	4	dimère
			b	M	8	
Phosphoglucomutase	PGM	2.7.5.1	a	M	6	monomère
Mannosephosphate isomérase	MPI	5.3.1.8	a	F	4	monomère
Sorbitol déshydrogénase	SDH	1.1.1.14	a	F	5	dimère

Tableau 12. Fréquences alléliques par site d'échantillonnage.

	SITE D'ECHANTILLONNAGE							
Locus	B	C	D	F	G	H	E	A
ME								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.680	.715	.690	.770	.765	.660	.695	.775
B	.315	.275	.295	.215	.235	.325	.300	.205
C	.000	.010	.010	.010	.000	.015	.005	.000
D	.005	.000	.000	.005	.000	.000	.000	.015
E	.000	.000	.005	.000	.000	.000	.000	.005
MDH-1								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.995	.995	1.000	1.000	1.000	1.000	.990	1.000
B	.005	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000
C	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.010	.000
MDH-2								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.985	.995	.995	.965	.965	.985	.985	.990
B	.015	.005	.005	.030	.035	.005	.010	.010
C	.000	.000	.000	.005	.000	.010	.005	.000
PGI-1								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.975	.945	.985	.985	.990	.980	.990	.990
B	.020	.045	.005	.015	.010	.005	.005	.010
C	.005	.010	.010	.000	.000	.015	.000	.000
D	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.005	.000
PGI-2								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.985	.965	.975	.950	.965	.980	.975	.945
B	.010	.025	.010	.025	.030	.015	.015	.015
C	.005	.010	.005	.010	.000	.000	.000	.010
D	.000	.000	.010	.010	.005	.000	.005	.010
E	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.015
F	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.005
G	.000	.000	.000	.005	.000	.005	.000	.000
H	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.005	.000

Tableau 12. (suite). Fréquences alléliques par site d'échantillonnage.

PGM								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.870	.905	.895	.850	.895	.885	.835	.900
B	.085	.055	.065	.125	.045	.065	.110	.050
C	.025	.030	.020	.005	.010	.030	.045	.040
D	.015	.005	.005	.010	.020	.005	.005	.005
E	.005	.000	.005	.005	.005	.010	.000	.000
F	.000	.005	.010	.005	.025	.005	.005	.005
MPI								
(N)	98	100	100	100	100	100	99	99
A	.974	.970	.965	.945	.920	.975	.929	.944
B	.005	.010	.015	.020	.060	.010	.030	.020
C	.010	.020	.020	.035	.020	.015	.035	.035
D	.010	.000	.000	.000	.000	.000	.005	.000
SDH								
(N)	98	100	97	100	100	100	100	99
A	.969	.955	.995	.935	.970	.945	.985	.990
B	.005	.040	.000	.050	.020	.035	.010	.005
C	.015	.005	.005	.005	.005	.015	.000	.005
D	.005	.000	.000	.010	.005	.005	.005	.000
E	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
EST-M								
(N)	100	100	100	100	100	100	100	100
A	.015	.010	.045	.040	.030	.030	.005	.035
B	.100	.115	.105	.140	.100	.120	.080	.070
C	.210	.210	.180	.175	.205	.260	.200	.220
D	.290	.270	.245	.240	.270	.250	.290	.350
E	.155	.160	.195	.170	.200	.170	.230	.150
F	.125	.150	.120	.135	.100	.070	.105	.110
G	.065	.055	.080	.065	.070	.090	.070	.050
H	.030	.025	.025	.035	.015	.010	.020	.015
I	.010	.005	.005	.000	.010	.000	.000	.000
EST-F								
(N)	98	100	97	100	100	100	100	97
A	.663	.685	.644	.665	.670	.680	.636	.624
B	.301	.280	.309	.300	.265	.280	.316	.325
C	.026	.030	.026	.015	.015	.020	.010	.021
D	.005	.005	.021	.020	.050	.015	.031	.031
E	.005	.000	.000	.000	.000	.005	.000	.000

Tableau 13. Test d'hétérogénéité de G calculé pour chacun des loci et pour l'ensemble des loci.

LOCUS	Degrés de liberté	G	
ME	7	14.26	p<.05
MDH-2	7	11.54	
PGI-1	7	13.04	
PGI-2	7	8.76	
PGM	21	37.90	p<.05
MPI	14	22.40	
SDH	7	22.66	p<.005
EST-m	49	53.20	
EST-f	21	19.30	
TOTAL	140	203.06	p<.005

Tableau 14. Matrice des distances génétiques de Cavalli-Sforza et Edwards calculées pour l'ensemble des loci.

SITE	B	C	D	F	G	H	E	A
B STE-FLAVIE	*****							
C SEPT-ILES	.063	*****						
D HAVRE ST-PIERRE	.069	.070	*****					
F BLANC SABLON	.082	.075	.078	*****				
G CORNER BROOK	.085	.082	.071	.070	*****			
H PORT-AU-CHOIX	.073	.070	.069	.076	.081	*****		
E LA TABATIERE	.081	.081	.073	.079	.075	.078	*****	
A NEWPORT	.081	.081	.069	.082	.076	.091	.079	*****

Tableau 15. Valeurs calculées de F_{ST} pour chacun des allèles, valeurs des moyennes pondérées pour les loci et valeurs estimées de N_em, nombre de migrants par génération.

LOCUS	ALLELES	F_{ST}(all.)	F_{ST}(locus)	N_em
ME	A	0.009	0.009	28
	B	0.010		
	C	0.005		
	D	0.008		
	E	0.004		
MDH-1	A	0.005	0.006	41
	B	0.004		
	C	0.009		
MDH-2	A	0.008	0.008	31
	B	0.009		
	C	0.005		
PGI-1	A	0.010	0.010	25
	B	0.011		
	C	0.006		
	D	0.004		
PGI-2	A	0.006	0.005	50
	B	0.003		
	C	0.004		
	D	0.004		
	E	0.013		
	F	0.004		
	G	0.004		
	H	0.004		
PGM	A	0.005	0.007	35
	B	0.011		
	C	0.007		
	D	0.003		
	E	0.003		
	F	0.007		

Tableau 15. (suite). Valeurs calculées de F_{ST} pour chacun des allèles, valeurs des moyennes pondérées pour les loci et valeurs estimées de N_em, nombre de migrants par génération.

LOCUS	ALLELES	F_{ST}(all.)	F_{ST}(locus)	N_em
MPI	A	0.009	0.008	31
	B	0.013		
	C	0.004		
	D	0.007		
SDH	A	0.013	0.012	21
	B	0.015		
	C	0.004		
	D	0.003		
EST-m	A	0.007	0.005	50
	B	0.005		
	C	0.004		
	D	0.006		
	E	0.004		
	F	0.005		
	G	0.002		
	H	0.003		
	I	0.005		
EST-f	A	0.002	0.002	125
	B	0.002		
	C	0.002		
	D	0.009		
	E	0.004		
Moyenne sur tous les loci:			0.006	41
Moyenne sur tous les loci excluant EST-m et EST-f:			0.008	31

Tableau 16. Comparaison des analyses hiérarchiques de différenciation des échantillons à partir des indices de Wright selon les régions de l'OPANO et selon les régions définies d'après leur affinité génétique (Cavalli-Sforza et Edwards).

	OPANO			REGIONS OBSERVEES		
Locus	Ech-rég	Ech-tot	Reg-tot	Ech-rég	Ech-tot	Rég-tot
ME	0.009	0.004	-0.005	0.000	0.008	0.008
MDH-1	0.003	0.001	-0.002	0.000	0.003	0.003
MDH-2	0.006	0.003	-0.003	0.000	0.006	0.006
PGI-1	0.010	0.005	-0.005	0.010	0.006	-0.005
PGI-2	0.001	0.000	-0.001	0.000	0.001	0.001
PGM	0.004	0.002	-0.002	0.004	0.003	-0.002
MPI	0.007	0.003	-0.003	0.002	0.005	0.003
SDH	0.011	0.007	-0.003	0.011	0.007	-0.004
EST-m	0.000	0.001	0.001	0.000	0.002	0.002
EST-f	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.001
MOY	0.003	0.002	-0.001	0.001	0.003	0.002

Note: Ech-rég: variance correspondant à la différenciation des échantillons à l'intérieur des régions; Ech-tot: variance contenue à l'intérieur des échantillons par rapport à la variance totale de l'ensemble échantillonné; Ech-rég: variance correspondant à la différenciation des régions proposées.

Tableau 17. Fréquences moyennes conditionnelles, p, calculées pour les valeurs d'occupation, i, rencontrées au sein des échantillons et valeurs d'occupation conditionnelle, i/d, par rapport au nombre total de sites échantillonnés, d.

i	p	i/d
8	.342	1.0
7	.016	0.875
5	.008	0.625
4	.009	0.500
3	.007	0.375
2	.006	0.250
1	.008	0.125

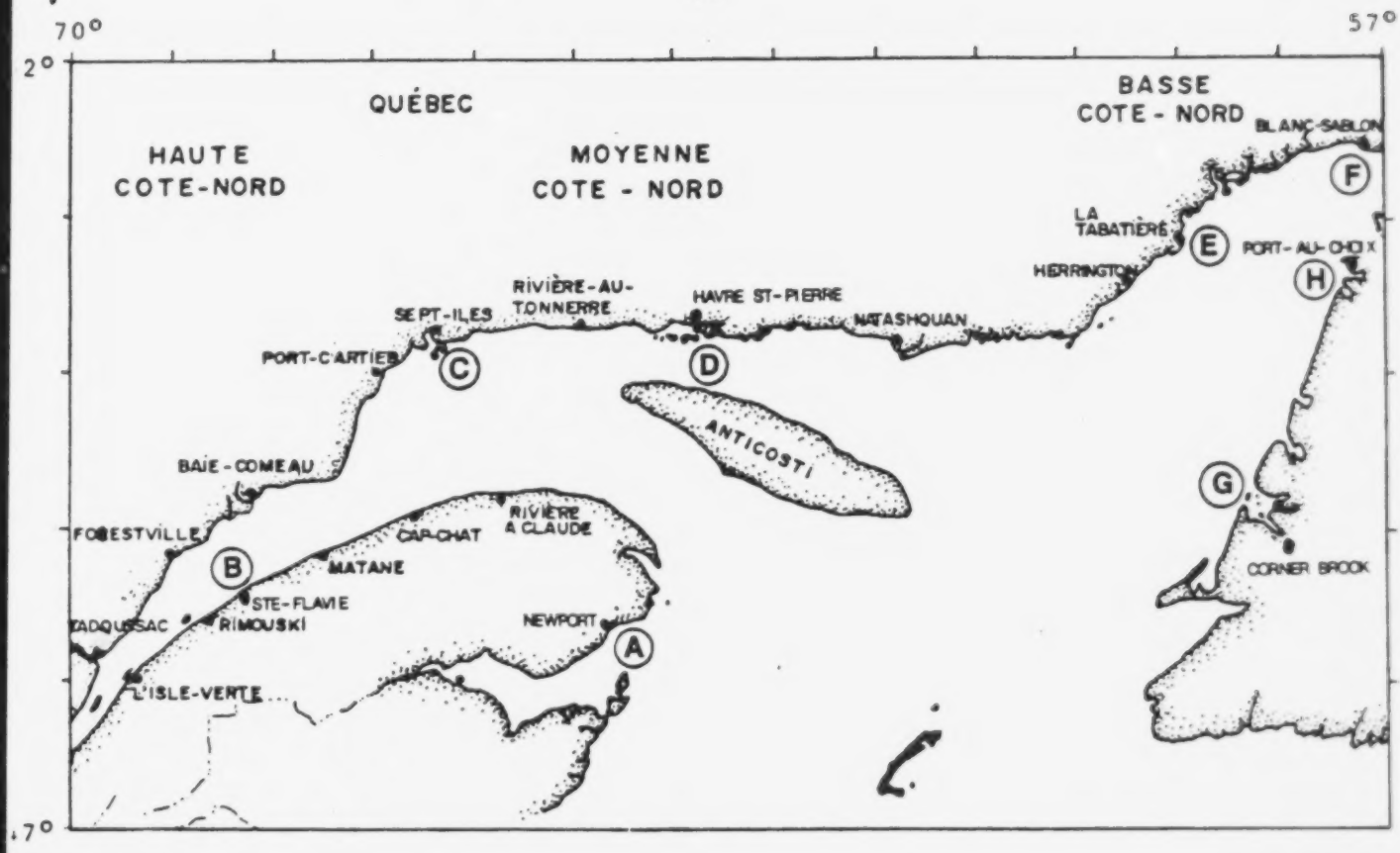

Figure 1. Sites d'échantillonnage et codes de stations.

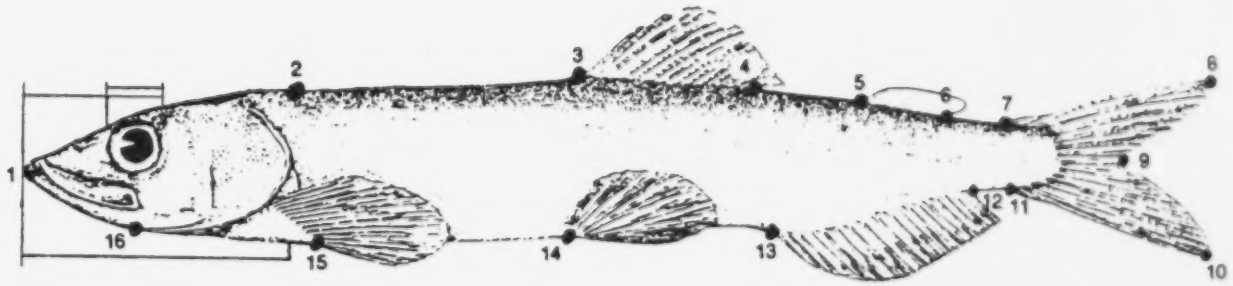

Figure 2. Points de repère utilisés dans l'analyse en réseau

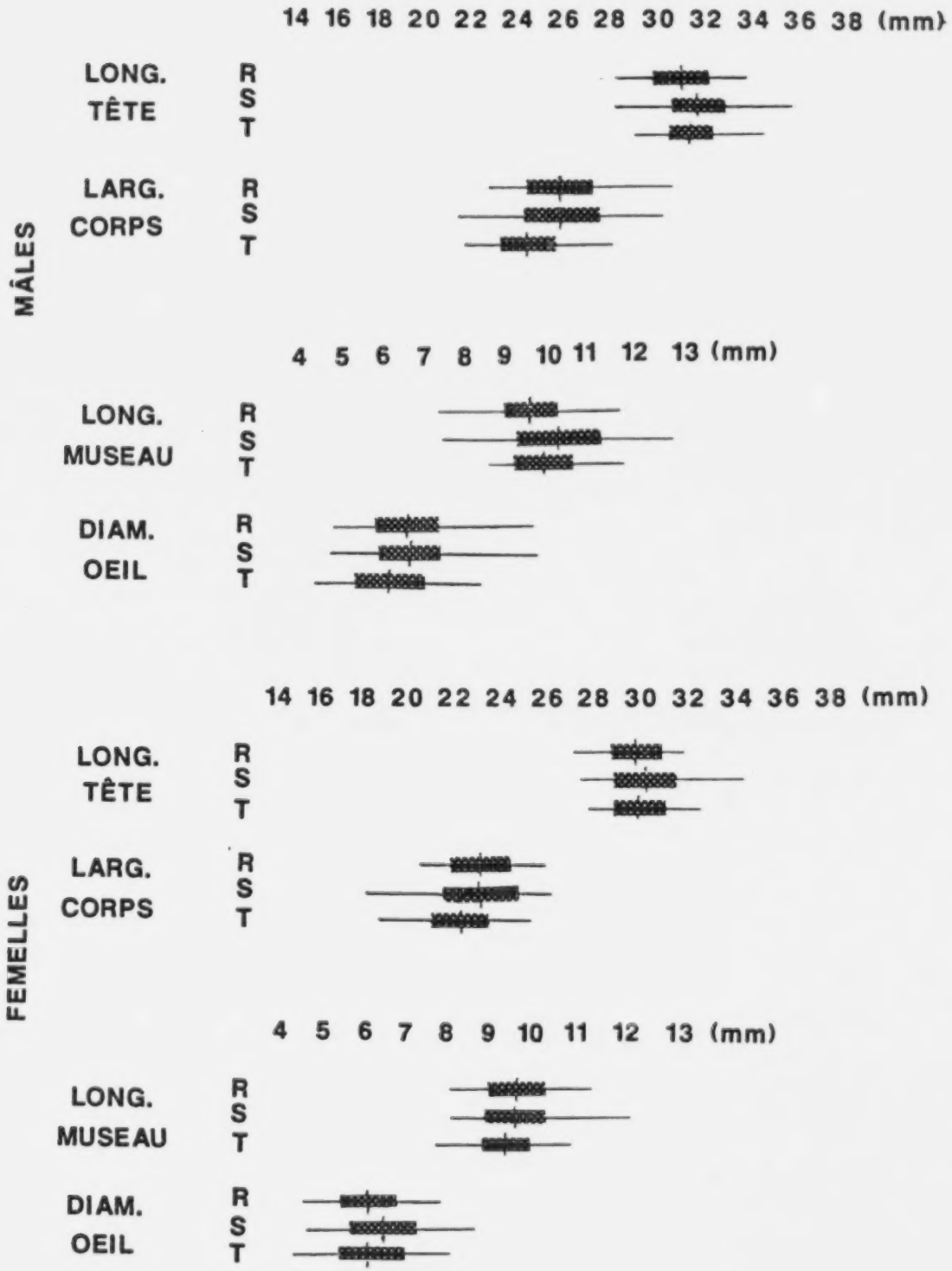

Figure 3. Statistiques descriptives des caractères morphométriques conventionnels standardisés.

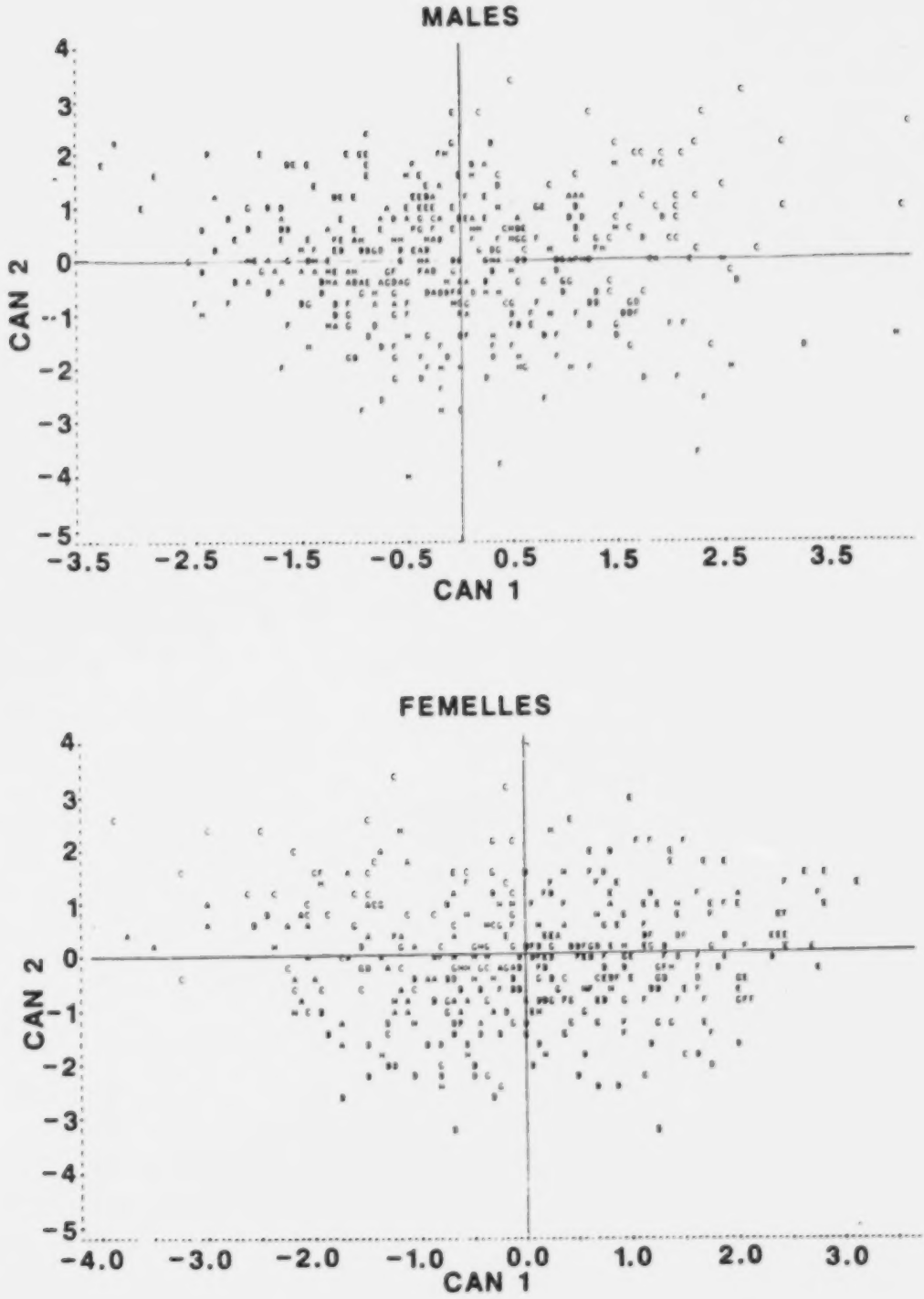

Figure 4. Position de chacun des individus mâles et femelles selon les axes canoniques 1 et 2 de l'analyse morphométrique conventionnelle

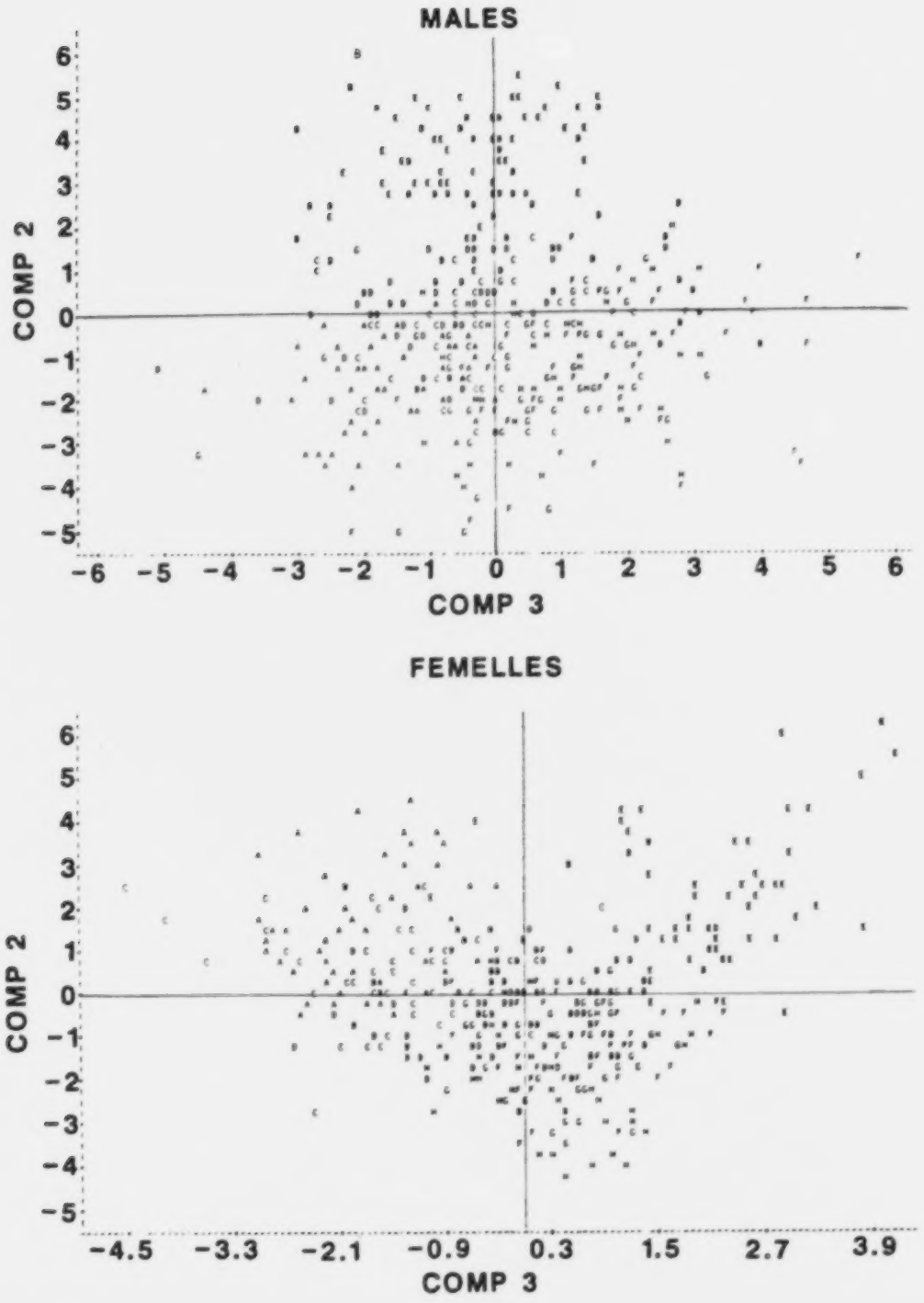

Figure 5. Position de chacun des individus mâles et femelles dans l'espace réduit des composantes 2 et 3 de l'analyse morphométrique en réseau

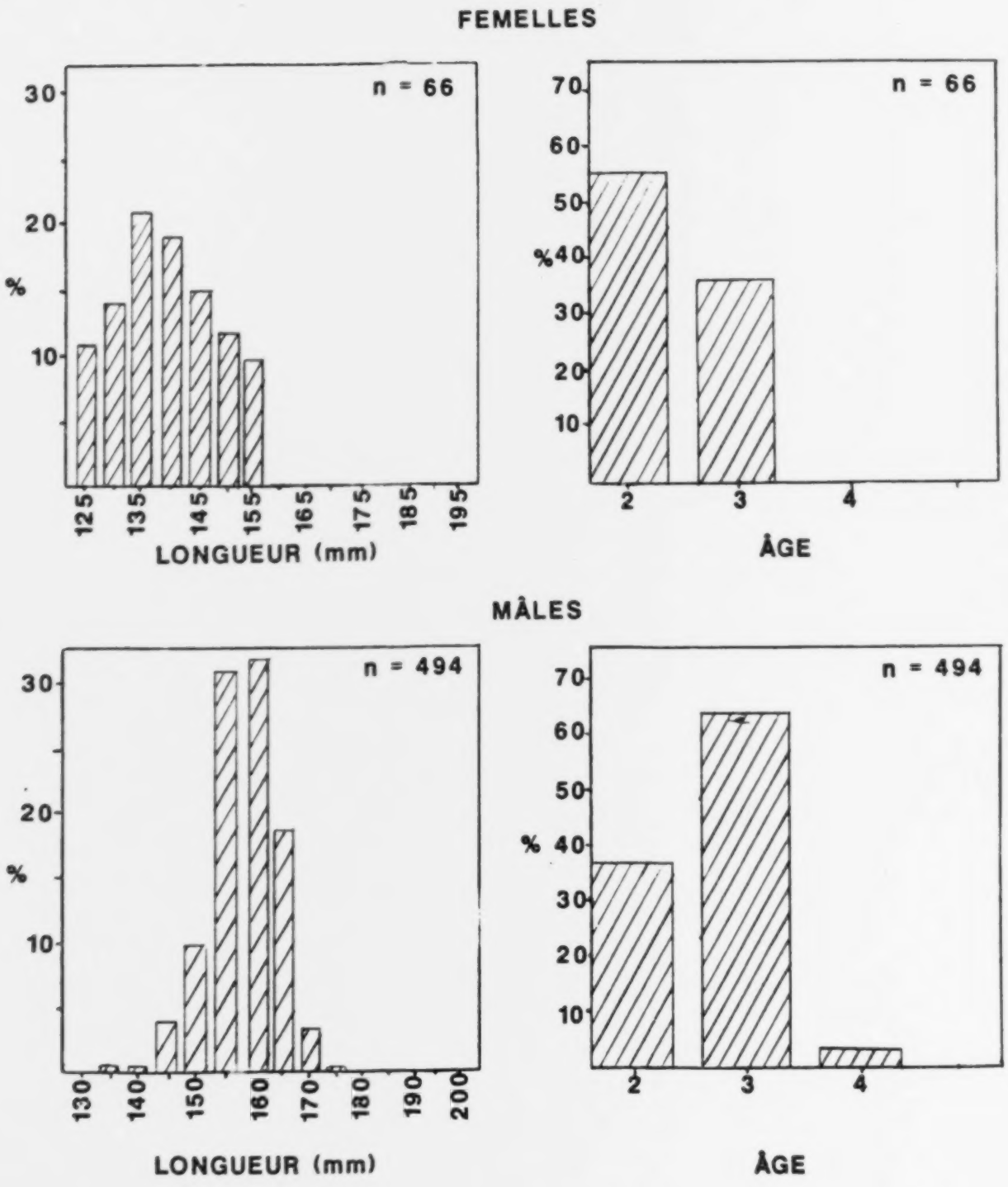

Figure 6. Histogramme des fréquences longueur et composition en âge des individus mâles et femelles de Newport.

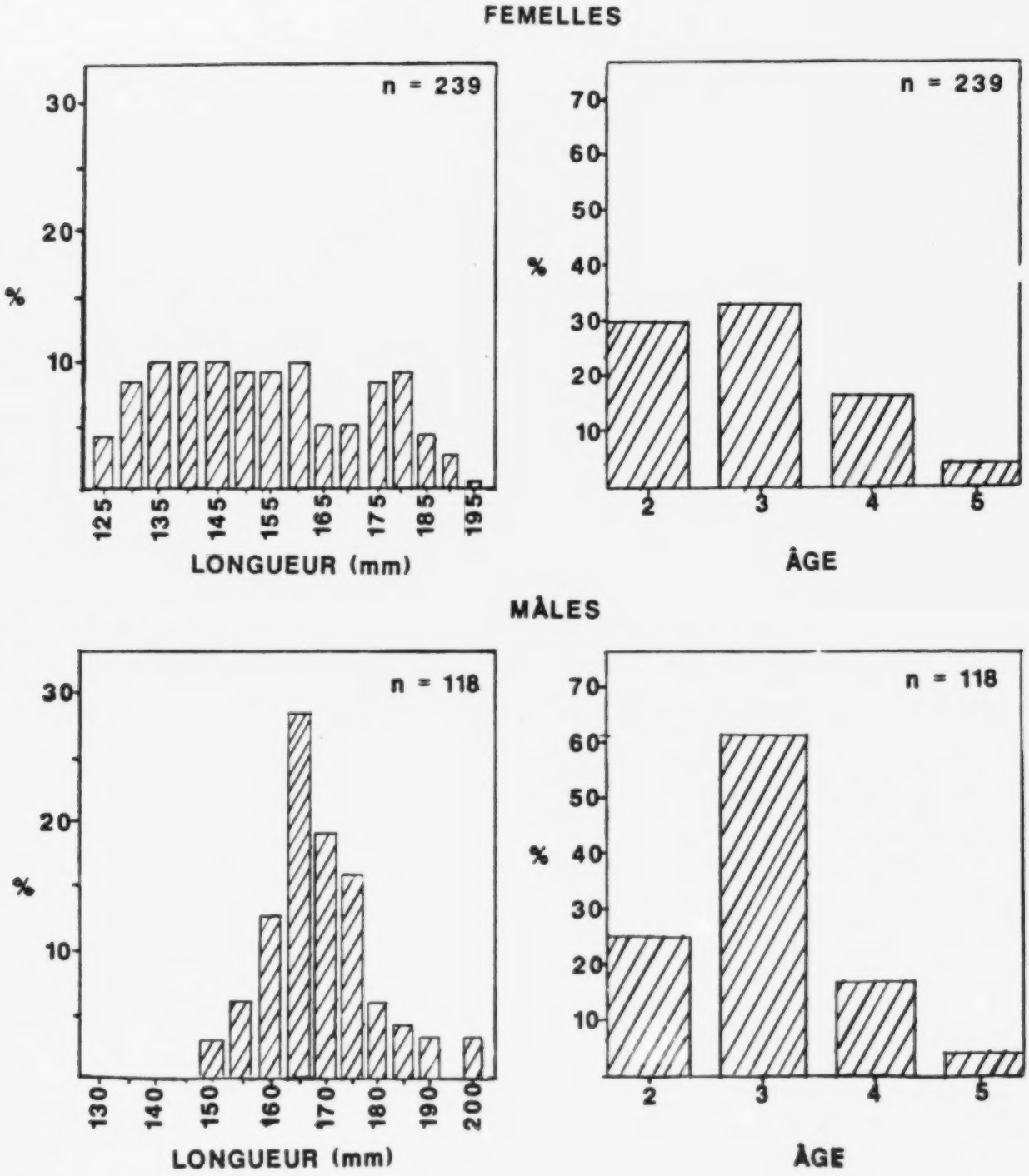

Figure 7. Histogramme des fréquences longueur et composition en âge des individus mâles et femelles de La Tabatière.

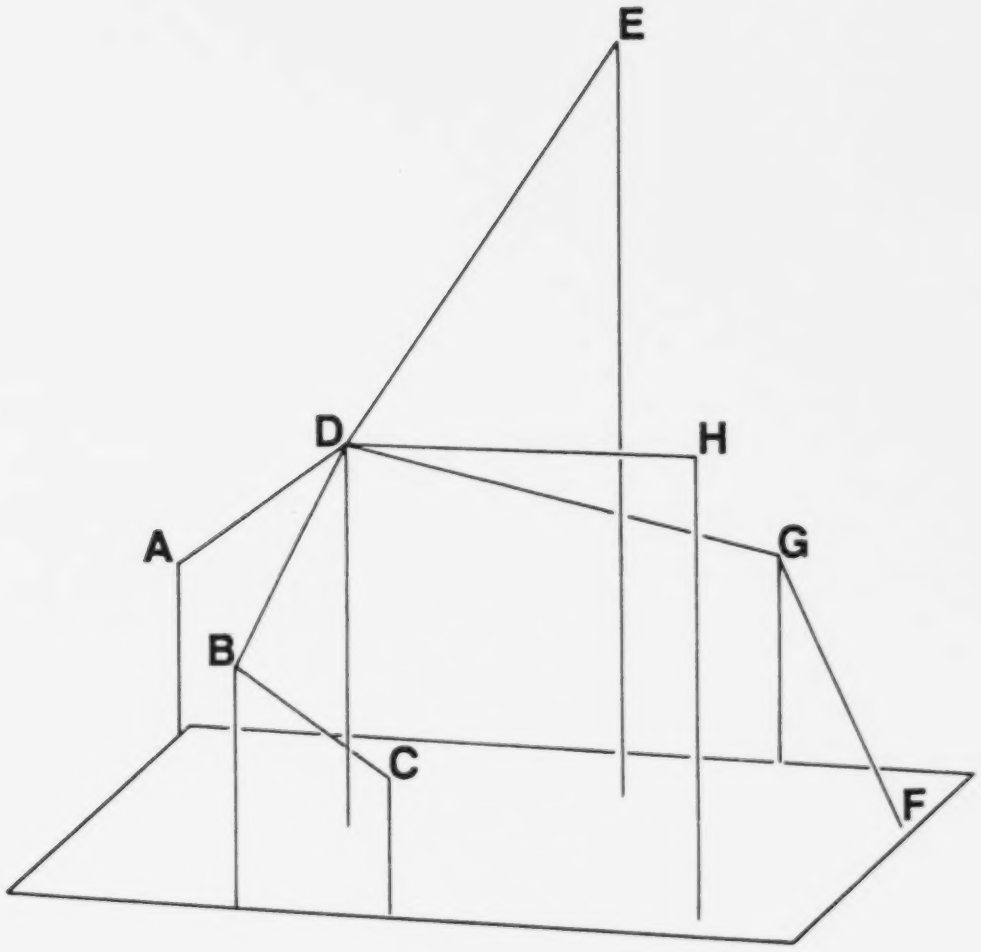

Figure 8. Ordination des coordonnées principales et superposition de l'arbre de longueur minimum de la matrice des distances génétiques de Cavalli-Sforza et Edwards calculée sur l'ensemble des loci.

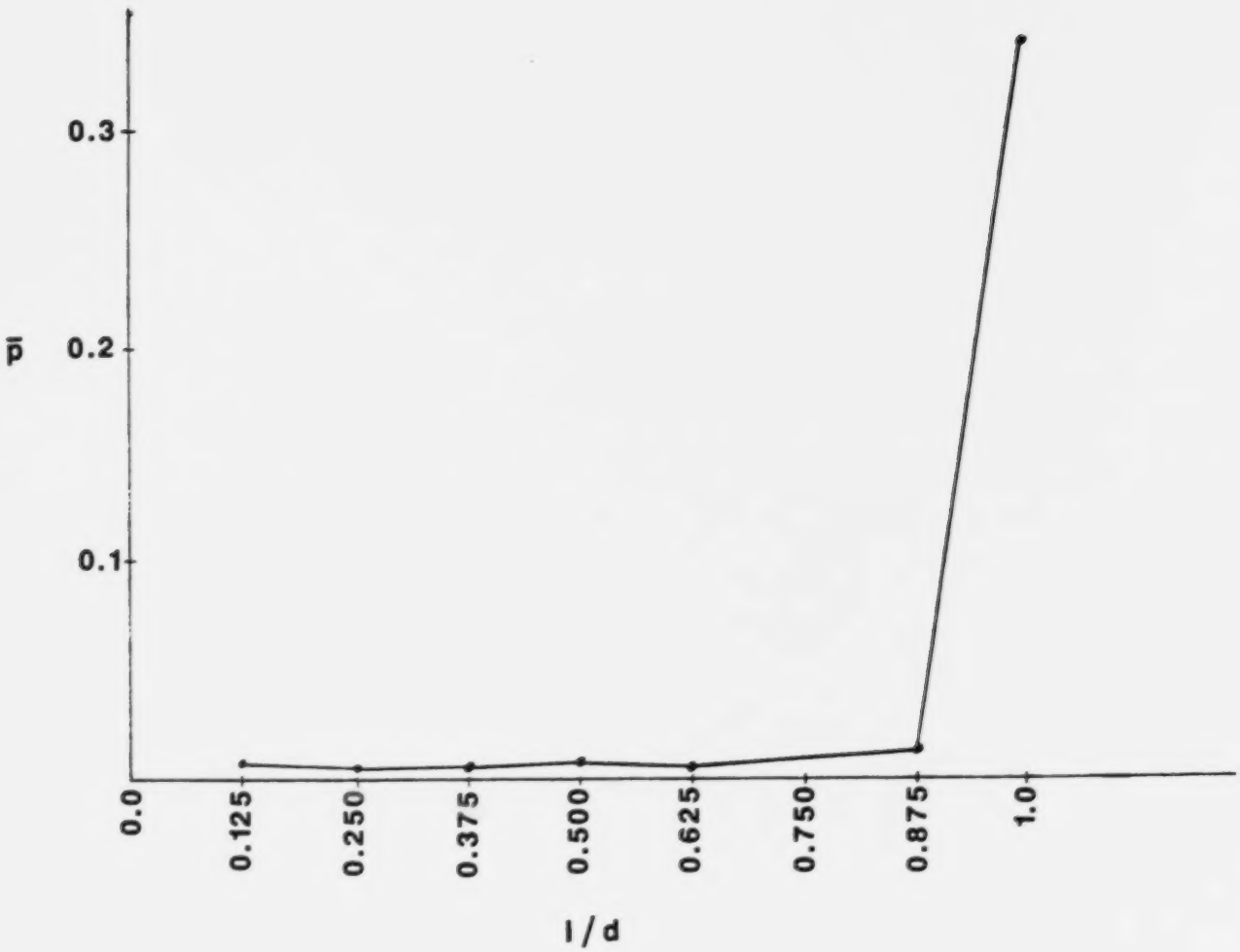

Figure 9. Graphique des fréquences conditionnelles moyennes, p, en fonction de l'occupation relative, i/d.